

ETUDE DES RELATIONS ENTRE PHOTOSYNTHESE RESPIRATION TRANSPIRATION ET NUTRITION MINERALE CHEZ LE BLE

M. André*, H. Ducloux*, C. Richaud*, D. Massimino*, A. Dagueuet*, J. Massimino*,
A. Gerbaud **.

* Institut de Recherche Fondamentale CEA. Département de Biologie, Service de
Radioagronomie CEN Cadarache F 13108 Saint-Paul-lez-Durance. ** INRA, Laboratoire
de Chimie Biologique et de Photophysologie F 78850 Thiverval-Grignon.

RESUME

La croissance du Blé *Triticum aestivum* a été étudiée en environnement contrôlé et fermé pendant une période de 70 jours. Les échanges gazeux (Photosynthèse, Respiration) hydriques (Transpiration) et la consommation en éléments minéraux (Azote, Phosphore, Potassium) ont été mesurés en continu. On présentera les relations dynamiques observées entre les différentes fonctions physiologiques, d'une part sous l'influence de la croissance et d'autre part en réponse à des modifications de l'environnement. L'influence de la teneur en CO_2 pendant la croissance (teneur normale ou doublée) sera mise en évidence.

INTRODUCTION

L'étude chez les plantes supérieures des relations quantitatives et cinétiques entre les grandes fonctions physiologiques comme l'assimilation de CO_2 , la respiration, la transpiration et l'absorption des éléments minéraux sont très rarement étudiées simultanément. La principale raison en est la complexité (et le coût) des équipements nécessaires qui contraignent en pratique à des expériences sur plantes ou organes (feuilles) ou bien à étudier les relations par couple de fonctions par exemple Photosynthèse/Transpiration ; Photosynthèse/Respiration ; plus rarement Photosynthèse/Nutrition. La dispersion des résultats obtenus sur des plantes et dans des conditions différentes rend problématique l'intégration des connaissances sur les plantes supérieures adultes, en particulier dans les régulations entre parties aériennes et racines.

Par exemple la question reste pour une large part posée de l'effet de stimulation de la croissance par le CO_2 sur les activités de nutrition minérale /1/. De même le rôle de la régulation stomatique dans les relations entre Photosynthèse et Transpiration est l'objet de controverses entre un laboratoire américain /2/ et une équipe australienne /3/. Cette dernière observe, dans des expériences sur feuille, que la régulation stomatique est asservie à la photosynthèse plutôt qu'à un état physique interne ou externe, ce qui conduit à une proportionnalité entre Photosynthèse et conductance stomatique ou encore en condition climatique constante entre Photosynthèse et Transpiration. Ceci est observé sur feuille même en cas de limitation hydrique /4/ ; ce résultat est paradoxal, car en contradiction avec l'effet bien connu d'une amélioration de l'efficacité de l'eau en cas de limitation hydrique, vérifiée récemment sur le blé dans le laboratoire /5, 6/.

Quoiqu'il en soit des connaissances de base dans ces domaines, l'étude des relations physiologiques entre les fonctions évoquées plus haut devient une nécessité pratique pour prévoir et réaliser la culture des végétaux en cycle écologique fermé du programme CELSS (Controlled Ecological Life Support System) intégré dans les recherches spatiales. Par la culture de plantes il devra permettre de lever les limitations de distance ou de durée des futures explorations spatiales en produisant une part croissante de nourriture et d'oxygène nécessaire à la vie de l'équipage /7/.

Notre recherche rejoint les préoccupations de ce programme et nous présentons ici l'étude des relations fonctionnelles entre grandes activités physiologiques en régime stable ou perturbé comme base d'une recherche ultérieure sur le rôle de la photorespiration. Le paramètre variable dans cette étude est principalement la concentration en CO_2 connue pour stimuler la photosynthèse mais aussi, et parallèlement, réprimer la photorespiration.

MATERIEL ET METHODES

Les expériences sont réalisées dans le système $\text{C}_2\text{3A}$ précédemment décrit /8,9/.

Procédure de plantation. Après 12 heures d'imbibition dans l'eau, nous avons mis à germer des graines de blé (*Triticum aestivum* L. var. Capitole) dans les conditions de notre laboratoire (température environ 20°C), entre des feuilles de papier filtre. Nous avons calibré les graines au préalable avec le calibre de semences décrit par Silvy /10/. Les germinations n'ont pas subi de vernalisation. Les plantes sont

PRECEDING PAGE BLANK NOT FILMED

donc restées dans la phase végétative pendant toute la durée des expériences, la variété choisie étant de plus très peu alternative. Nous avons repiqué des plantules de 3 jours dans des pots Riviéra de 1,45 litres (11 x 11 x 12 cm) : 1 plant par pot pour la faible densité utilisée ici. Nous avons choisi de faire ce repiquage afin d'homogénéiser la population au départ. Comme substrat nous avons utilisé du sable qui rendait possible des mesures d'absorption minérale dont le protocole sera précisé ultérieurement. Afin d'éviter au maximum l'évaporation et le développement d'algues, les pots sont recouverts de plastique noir.

Conditions climatiques. Nous avons placé les pots séparés comme décrit dans le paragraphe précédent dans deux cellules jumelles (surface utile de $0,5 \text{ m}^2$ par chambre) à raison de 20 pots par chambre. La concentration en CO_2 est régulée à $330 \pm 5 \text{ } \mu\text{l l}^{-1}$ dans la chambre témoin et à $660 \pm 5 \text{ } \mu\text{l l}^{-1}$ dans la chambre de traitement. Le reste des conditions climatiques est commun aux deux cellules.

Trois lampes Osram HQI-T 400 W/DW assurent un éclairage moyen de $600 \pm 90 \text{ } \mu\text{E s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ à une hauteur de 30 cm. Nous avons obtenu une bonne homogénéité d'éclairage entre les deux chambres. Pour la température et la ventilation ce même type de conditions a été réalisé précédemment mettant en évidence une similitude satisfaisante entre les deux chambres. Nous avons élaboré de nouvelles cartes pour l'éclairage pour tenir compte et corriger l'effet de l'usure des lampes. Nous avons utilisé une photopériode de 14 heures de lumière et de 10 heures d'obscurité. La température est régulée à 24°C pendant le jour et 18°C pendant la nuit. Le refroidisseur (Cf. figure 1) est maintenu à une température de point de rosée de 13°C pendant le jour et de 16°C pendant la nuit imposant respectivement une humidité relative de 50 et 85%.

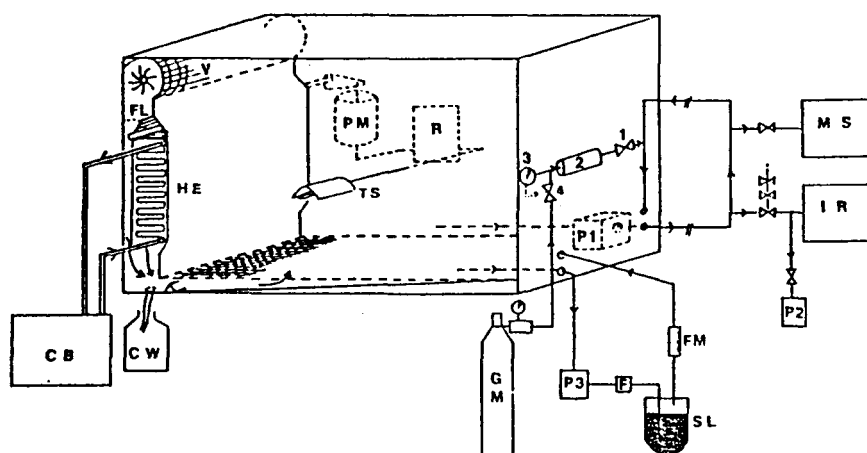


Figure 1
Régulations de température et de la teneur en CO_2 des chambres C_{23}A

sur la gauche de la figure : régulation de température

TS : sonde de température

R : régulateur à moteur pneumatique

PM : moteur pneumatique

V : ventilateur

FL : volet séparant l'air qui contourne de celui qui traverse le refroidisseur

HE : échangeur de chaleur

CB : bain de refroidissement maintenant l'échangeur de chaleur à la température du point de rosée

CW : eau de condensation

sur la droite de la figure : régulation de la teneur en CO_2

P1 : pompe initiant la circulation d'air dans le circuit d'analyse
IR : analyseur de CO_2 à Infra-rouge (type Hartmann et Braun URAS 2T)

P2 : pompe à vide nettoyant la chambre d'analyse de IR entre chaque mesure. Ceci est nécessaire puisque l'analyseur est utilisé alternativement pour les atmosphères de différentes chambres C_{23}A .

MS : spectromètre de masse

1 : électrovane d'injection de CO_2 dans le circuit de retour

2 : réservoir tampon

3 : régulateur de pression dans 2

4 : électrovane d'injection de CO_2 dans le réservoir tampon

GM : bouteille d'injection contenant un mélange de 20% CO_2 et 80% N_2

P3 : pompe de piégeage de CO_2

F : filtre à charbon actif

SL : piège à CO_2 contenant de la chaux sodée

FM : débit-mètre

Arrosage. L'arrosage journalier dépasse largement les besoins de la transpiration, généralement d'un facteur 2. L'arrosage est réparti en 2, 3 ou 4 fois par 24 h. Il est réalisé par un système volumétrique précis qui distribue une quantité connue de solution dans chaque pot. Nous utilisons la solution nutritive Hoagland n°2 /11/.

Transpiration. L'eau de condensation au niveau de l'échangeur de chaleur (Cf. figure 1) est en réalité l'évapotranspiration du couvert. Elle est pesée quotidiennement avant le début de la photopériode. Pour obtenir la transpiration nous avons corrigé cette quantité de l'évaporation des pots déterminée au début de l'expérience. Bien que cette valeur ait pu varier au cours de l'expérience, l'erreur faite sur la transpiration diminue au fur et à mesure que les échanges de vapeur d'eau augmentent.

Mesures des échanges gazeux. La mesure de la concentration de CO_2 et sa régulation est réalisée à partir d'un analyseur unique et d'un système de mesure et régulation centralisé /9, 12/. La consommation de CO_2 par photosynthèse et son dégagement par respiration nocturne sont déduites des opérations de compensation de ces phénomènes : injections calibrées de CO_2 pendant le jour, piégeage de CO_2 pendant la nuit. Un ordinateur (Télémécanique T1600) anticipe la compensation des échanges gazeux entre deux mesures consécutives faites toutes les 10 mn. Les données d'échanges gazeux et les paramètres physiques sont stockés sur un disque magnétique et moyennés chaque heure, chaque jour et chaque nuit /9, 13/.

Les courbes de croissance sont obtenues en additionnant les bilans journaliers, 14P-10R, où P et R sont les vitesses moyennes de Photosynthèse et Respiration.

Absorption minérale. La méthode est basée sur le lessivage journalier des pots par le haut avec la solution nutritive neuve (quantité connue d'éléments minéraux) et la récupération par le bas de la solution ayant été au contact des plantes. La solution récupérée est pesée quotidiennement et à partir d'une quantité aliquote sont déterminées les concentrations en NO_3 , NH_4 , PO_4 et K. Par différence entre la quantité d'éléments apportés et récupérés, nous devrions donc obtenir l'absorption minérale par les plantes. Cependant, ceci n'est valable que lorsque la réserve du pot est négligeable par rapport au volume d'arrosage, condition non réalisée dans nos expériences. Nous devons donc tenir compte du volume du pot, ou plus exactement de la variation du contenu en éléments minéraux dans le pot d'un jour à l'autre.

Tous les dosages sont réalisés avec un analyseur automatique (Technicon, 95330 Domont, France). L'appareil comprend un distributeur d'échantillons canaux pour cinq analyses simultanées. Il est piloté par ordinateur /14, 15/.

Méthode des chambres de culture jumelles. Pour renforcer les possibilités de comparaison quantitative entre deux traitements (ici le CO_2) les deux chambres de culture sont alimentées par un même circuit électrique, une même distribution de CO_2 , un même système de production d'eau froide et d'alimentation en solution nutritive - la régulation de CO_2 (comme pour la plupart des chambres de culture du laboratoire) utilise un analyseur de CO_2 unique - les sécurités (débit d'eau, température défaut de CO_2 ou de lumière) ont des conséquences symétriques sur les deux lots de plantes et accroît la signification des comparaisons entre elles.

RESULTATS ET DISCUSSION

1 - Profil des échanges au cours du temps

Photosynthèse. La figure 2 présente le profil des vitesses de Photosynthèse nette en CO_2 pendant la phase lumineuse concentration en CO_2 . La densité des plantes était faible et leur croissance n'a été limitée par la compétition entre plantes que très tard. La plateau de Photosynthèse est obtenu vers 50 jours alors que pour une densité 5 fois plus forte il était établi vers 30 jours /5, 6/. Pour des deux types de densité l'indice foliaire était comparable à ce stade et voisin de 2. A la fin de la culture (75j) il était de l'ordre de 10.

Dans la période de Photosynthèse en plateau, qui est typique du fonctionnement d'un couvert fermé, on remarque deux perturbations (jours 48 et 59) causées par de brèves limitations hydriques qui seront analysées plus loin. D'une façon générale les variations, même faibles, sont très bien corrélées entre les deux courbes. Les variations brusques (jours 35 et 38) résultent des variations de densité consécutives aux prélèvements. La compétition entre plantes se faisait déjà sentir puisque la photosynthèse, que l'on a exprimée par plant, est légèrement accélérée.

Respiration nocturne. La figure 3 donne la vitesse de respiration. Les profils suivent ceux de la photosynthèse avec une différence. La respiration continue à croître alors que la photosynthèse est en plateau. Les variations sont bien corrélées entre les deux lots et avec la photosynthèse mais dans ce cas avec de plus faibles amplitudes.

Transpiration. Les mesures de Transpiration (Fig. 4) résultent des mesures journalières des condensats et sont relativement moins régulières. Ceci est dû principalement au fait que, pour ces expériences, les relevés ne sont pas encore automatisés et nécessitaient une opération manuelle de pesée. Elles ne pouvaient pas toujours être faites ponctuellement à la fin d'un nyctémère et si la pesée était retardée la transpiration du jour écoulé était majorée au détriment de celle du jour courant. On pourrait aussi noter l'incidence des jours de fin de semaine pour lesquels une même moyenne est affectée à 3 jours consécutifs. Il reste une bonne correspondance entre traitements et avec la photosynthèse.

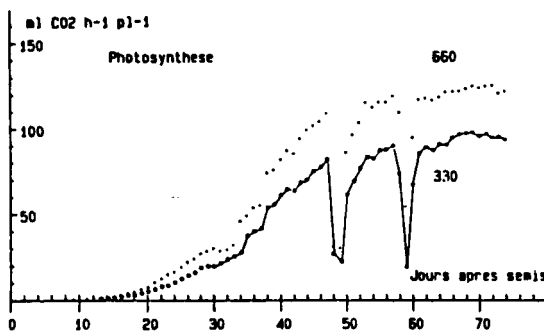


Figure 2 - Vitesse de photosynthèse mesurée sur deux cultures de blé en phase végétative, sous des concentrations de CO_2 de 330 et 660 $\mu\text{l l}^{-1}$.

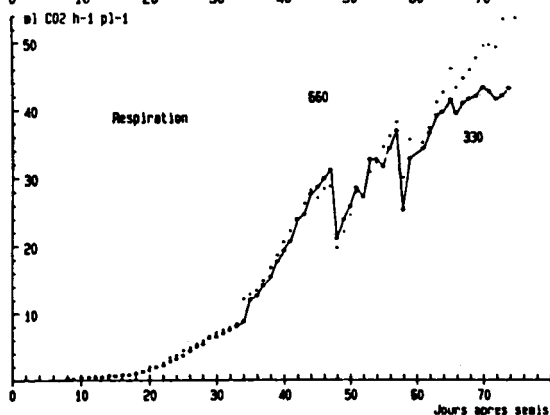


Figure 3 - Vitesse de respiration nocturne mesurée sur les deux cultures de blé.

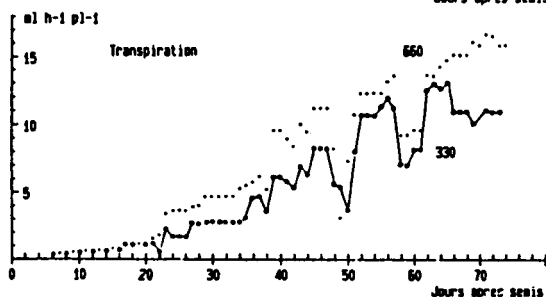


Figure 4 - Vitesse de transpiration mesurée sur les deux cultures de blé.

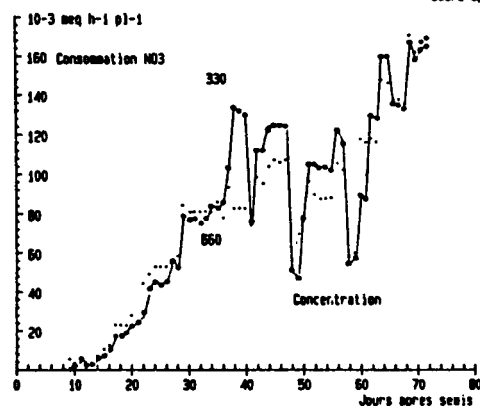


Figure 5 - Vitesse d'absorption de NO_3 pour les deux cultures de blé.

Conditions de culture : Les densités sont respectivement de 40 plants m^{-2} au semis, de 22 plants m^{-2} au 35ème jour et 14 plants m^{-2} au 38ème. L'indice foliaire des deux couverts était respectivement de 1,5 et 1,8 au 39ème jour et de 9,4 et 10,3 au 75ème jour pour les deux couverts.

Nutrition minérale. Les bilans nutritifs journaliers de NO_3 , NH_4 , K et PO_4 ont été mesurés mais seule la courbe de NO_3 a été représentée Fig.5 pour les deux traitements. Le résultat le plus frappant est l'égalité pratique des consommations alors que les photosynthèses sont très différentes. Un même résultat a été obtenu pour une culture à forte densité /6/. Une limitation expérimentale ne peut être évoquée pour expliquer ce résultat I) L'alimentation en solution nutritive est systématiquement de l'ordre de deux fois la transpiration, II) La solution percolant dans le sable et recueillie pour analyses n'est épuisée que d'environ 80% et offre une concentration minimum de l'ordre de 2 mM qui est loin d'être limitante.

Ce type de résultat est transposable aux éléments K et PO_4 évoqués plus loin - le cas de NH_4 est particulier -sauf dans la partie initiale, avant le jour 15, la consommation de NH_4 est totale et la consommation journalière suit strictement le profil des apports de solution. Il n'y a donc pas de signification physiologique. Ce fait avait déjà été observé chez le maïs /15/.

II - Croissance en biomasse carbonée

La reconstitution des courbes de croissance à partir des bilans journaliers de CO_2 a déjà été étudiée dans la première phase de croissance, jusqu'au 35ème jour, en comparaison avec la culture à forte densité /15, 6/. La figure 6 présente les résultats obtenus jusqu'au jour 70 incluant une longue phase de croissance en couvert fermé. Nous insisterons ici sur la précision et la richesse des informations que l'on peut obtenir par la maîtrise des échanges de CO_2 en chambres jumelles. (Fig.6)

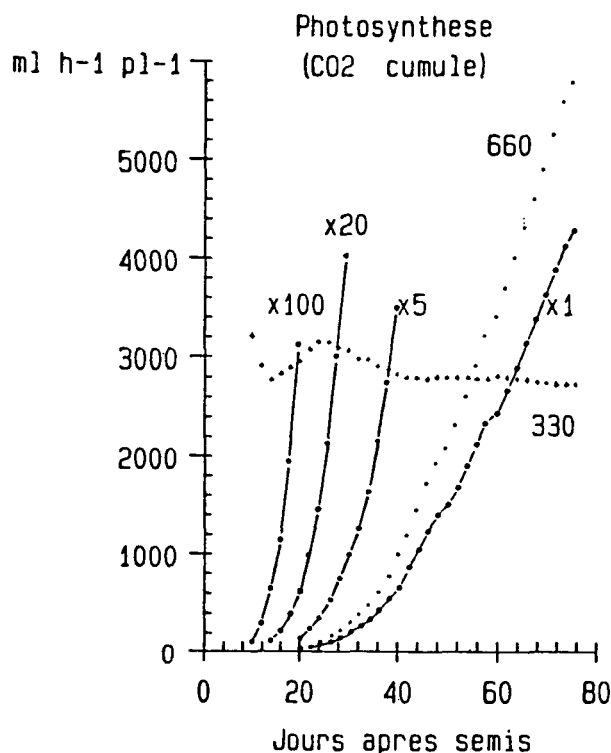


Figure 6 - Courbe de croissance exprimée en cumul de CO_2 assimilé, pour les deux cultures sous 330 et 660 $\mu\text{l l}^{-1}$. On note la grande dynamique de mesure de croissance (de 1 à 100) et la constance du rapport entre les deux courbes (+) qui est compris entre 1,4 et 1,6. Entre les jours 42 et 64 la moyenne des valeurs journalières de ce rapport est de $1,392 \pm 0,005$.

On observe la grande dynamique des mesures qui couvre une échelle d'au moins 1 à 100. En contraste avec cette large variation on note : 1) la constance générale du rapport entre les deux cultures à 660 et 330 μl^{-1} de CO_2 qui évolue entre 1,4 et 1,6. C'est un résultat important de l'étude /5/ qui démontre la permanence dans le temps de l'effet de stimulation de croissance par le CO_2 . 2) La précision relative possible est surprenante. Pendant des périodes de 24 jours consécutifs une comparaison de croissance peut être appréciée à mieux que 1% près ($1,394 \pm 0,005$). Il faut considérer que cela est dû non seulement à une bonne symétrie dans les conditions expérimentales mais aussi à un parfait synchronisme du développement des deux lots de plantes. En effet une avance de croissance d'un ou deux jours aurait provoquée une variation importante du rapport. Par exemple l'écart serait de 25% par jour de déphasage dans la période des 30 premiers jours après semis. D'ailleurs la légère variation des jours 25 est attribuée à l'avance dans la croissance foliaire du lot élevé en CO_2 enrichi cet effet est résorbé lorsque la surface totale devient grande (indice foliaire > 2), l'assimilation du couvert fermé devenant de plus en plus indépendante de la surface. Il ne reste que l'effet du CO_2 sur la Photosynthèse à surface donnée. III) Le temps d'établissement du couvert, très variable selon le type de culture, pourrait jouer de façon décisive pour amplifier l'effet du CO_2 en ajoutant l'effet d'accroissement de la surface foliaire à celui de stimulation de la Photosynthèse. Dans notre cas le temps d'établissement du couvert fermé est de près de 40 jours soit environ le double de celui de la culture à haute densité. Cela n'a pas modifié le résultat final. IV) Une autre observation d'ordre plus théorique concerne un critère d'analyse de croissance très utilisé /16/ le taux de croissance relative (Relative growth Rate ou RGR) $\text{RGR} = dw/wdt$ (1) où w est le poids sec produit et t le temps. On peut identifier le cumul de CO_2 assimilé à la biomasse - ce qui est justifié surtout si on considère la bonne corrélation entre consommation d'éléments minéraux majeurs et Photosynthèse étudiée plus loin -. Dans le domaine illustré par la figure 5 les RGR calculés pour les deux cultures sont pratiquement identiques alors que l'on constate une différence de croissance de près de 50%.

Cependant les deux lots étant identiques au départ, au stade graine, il faut qu'à un certain moment apparaisse une différence qui doit modifier le RGR. Effectivement une analyse plus fine et plus précoce /5/ montre que c'est dans la première décade que le RGR est légèrement différent et crée la différence conservée par la suite avec une égalisation du RGR. Cette égalisation est évidemment la conséquence de l'affinité entre les deux courbes.

En effet quel que soit $w_1 = f(t)$, si $w_2 = k.f(t)$ alors $\text{RGR}_1 = dw_1/w_1dt = f'(t)/f(t)$; $\text{RGR}_2 = kf'(t)/k.f(t) = \text{RGR}_1$ ce qui démontre les limites voire le peu de pertinence du RGR dans les comparaisons de croissance. V) Certains auteurs /1/ (p.89) ont émis l'hypothèse, basée sur des théories de croissances végétales, que l'effet du CO_2 pourrait engendrer de grande différence de production de biomasse par amplification "exponentielle" au cours du temps de la différence de photosynthèse. Ce serait effectivement le cas si la RGR était continuellement plus élevée chez le lot enrichi en CO_2 . On constate que ce n'est pas le cas chez le blé dans nos conditions de forte ou faible densité. Ces résultats contredisent également l'hypothèse inverse, tirée d'un affaiblissement de la stimulation due à l'effet du CO_2 au cours du temps /17/.

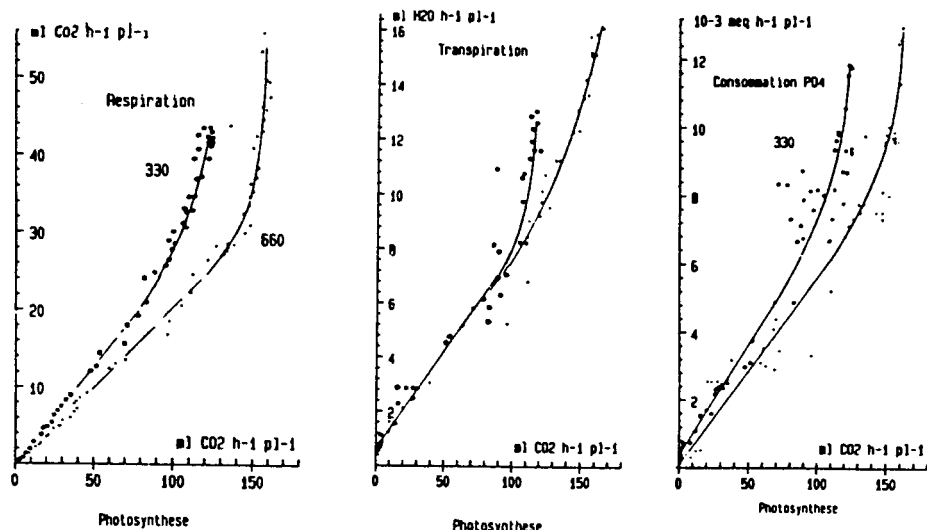
III - Relations entre les activités physiologiques

a) En phase quasi-stationnaire ou homéostatique. Les relations observées pendant la croissance entre les différentes activités physiologiques mesurables Respiration, Transpiration, Nutrition et la Photosynthèse sont portées figures 7 à 11. Pour chacune d'elles on note une phase de proportionnalité stricte avec la photosynthèse et une période pour laquelle ces activités augmentent plus vite que la photosynthèse. C'est particulièrement le cas de la respiration et dans une moindre mesure de la transpiration.

L'explication est à rechercher dans le fait que la photosynthèse est limitée, à indice foliaire élevé, par la surface éclairée proche de la surface au sol de la culture. La Transpiration et surtout la Respiration continuent à augmenter avec la surface réelle des feuilles. Dans le cas de la respiration il serait possible comme pour le Maïs /18/ de faire la part d'une respiration de croissance proportionnelle à la photosynthèse et la part d'une respiration de maintenance qui augmente avec la biomasse accumulée. Les coefficients de corrélation sont très voisins de ceux observés sur une culture à haute densité / 6/ *. La vitesse de respiration nocturne est 25% de la vitesse de photosynthèse et les consommations de NO_3 , PO_4 , K, sont respectivement de 27, 1,7, 9,9, mmol/mole de CO_2 . La transpiration est dans nos conditions de 100 mole/mole CO_2 .

b) Effet de la concentration en CO_2 . L'effet du CO_2 n'est pas le même sur la photosynthèse et sur les autres activités mesurées ici. Pour une même photosynthèse on note une réduction de 20% de la respiration et de 19% de la transpiration ce qui peut être un avantage. Par contre la nutrition est différente, de l'ordre de 20 à 30% plus faible à bilan de CO_2 égal. Effet signalé dans les cultures en CO_2 enrichi /1/ qui peut être préoccupant pour les cultures en conditions spatiales réalisées a priori sous CO_2 très enrichi pour augmenter le rendement. L'essentiel est de savoir si cet effet est de nature à compromettre la quantité ou la qualité des produits comestibles.

*Signalons une erreur dans les figures V-4 et 5, /5/ et la figure 8, /6/ où il faut lire les valeurs de photosynthèse en $\text{ml CO}_2\text{h}^{-1}\text{ plante}^{-1}$ et non en $\text{mg CO}_2\text{h}^{-1}\text{ plante}^{-1}$.



Figures 7 à 11 - Corrélations observées entre activités de respiration, de transpiration, de consommation d'éléments nutritifs et assimilation nette de CO_2 au cours de la croissance végétative du blé.

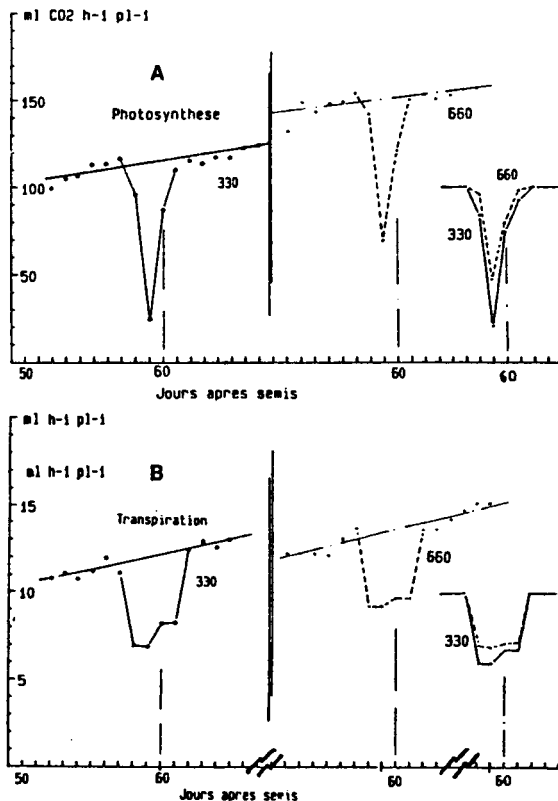
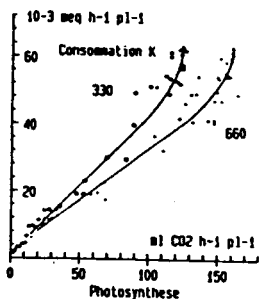
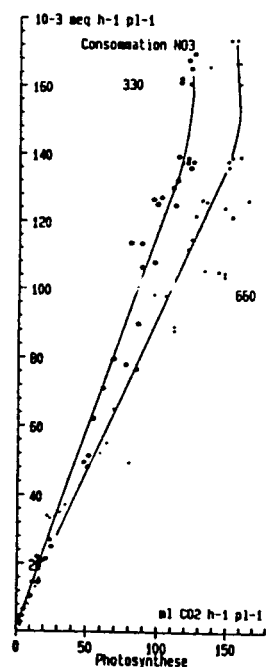


Figure 12 - Effet d'une limitation hydrique au 58ème jour sur la Photosynthèse (A) et de la Transpiration (B), pour les deux cultures à 330 et 660 $\mu\text{l l}^{-1}$. On a représenté, à droite, les variations normalisées pour faciliter les comparaisons.

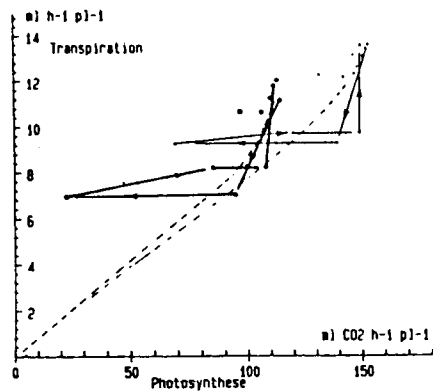


Figure 13 -

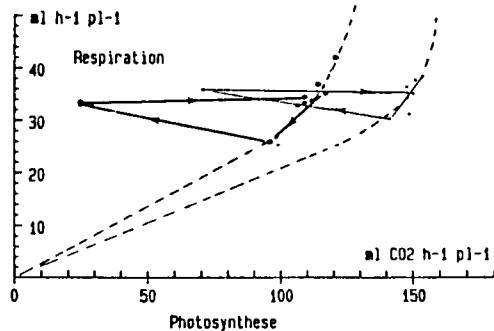


Figure 14 -

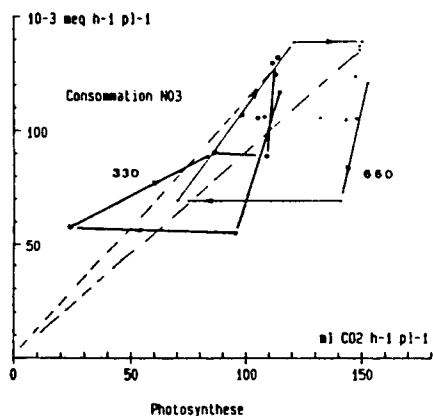


Figure 15 -

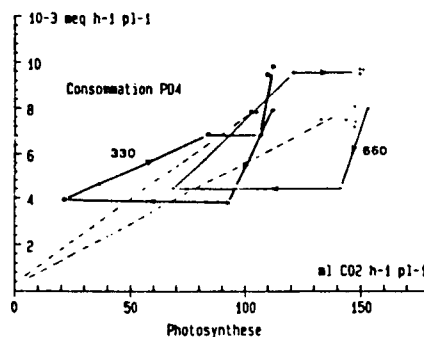


Figure 16 -

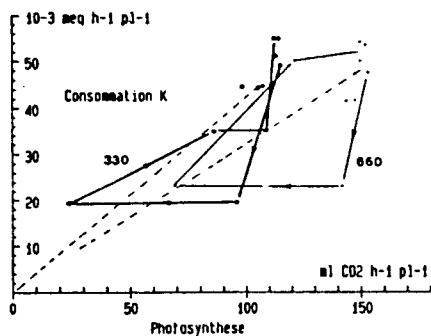


Figure 17 -

Figures 13 à 17 - Effet de la limitation hydrique du jour 58 sur les activités physiologiques. La représentation est celle des figures 7 à 11. Les corrélations mesurées en phase stationnaire sont rappelées en pointillé.

c) Relations observées en régime perturbé. On se propose d'examiner le cas de la limitation hydrique du jour 59 pour lequel l'apport journalier de solution nutritive a été accidentellement réduit au niveau de la transpiration journalière normale. Comme la transpiration intervient majoritairement pendant la phase éclairée (14 h) cela a conduit à une limitation effective de 14/24 pendant cette période soit une contrainte d'environ 60% de la transpiration. L'apport nocturne a percolé et s'est maintenu à 25% de la transpiration initiale en permettant de poursuivre la mesure de la consommation minérale.

Photosynthèse et Transpiration. Les figures 12a et 12b décrivent les variations des P et T qui ne sont comparables ni en amplitude ni en phase ou en durée. Pour les deux cultures la réduction de transpiration est plus faible mais plus longue que celle de la photosynthèse.

Ceci est en contradiction avec les résultats de Wong et col. /3, 4/ qui observent dans de nombreux cas et en particulier lors de stress hydriques une relation linéaire entre la photosynthèse et la conductance stomatique c'est à dire, en condition constante, entre Photosynthèse et Transpiration. On a choisi de représenter fig. 13 un type de relation non linéaire observée en régime perturbé. Dans notre cas la transpiration est d'abord réduite sans modification importante de photosynthèse qui est alors profondément diminuée à transpiration constante. La restauration suit un chemin inverse. Au bilan on note une perte de photosynthèse cumulée de 115% d'une photosynthèse journalière normale et de 145% de la transpiration journalière, soit qui est en faveur d'une légère amélioration de l'efficacité de l'eau.

Respiration. La figure 14 montre la réponse de la respiration qui est également éloignée de la fonction observée en régime homéostatique. Son activité est beaucoup moins perturbée que la photosynthèse ce qui est traduit par un parcours situé au dessus de cette fonction. On note un retour à la normale par valeur supérieure indiquant probablement une activité de restauration.

Nutrition. Les différentes réponses des consommations minérales sont illustrées fig.15, 16, 17. Elles présentent des caractéristiques très voisines entre elles. Leur signification est renforcée par la similitude d'effet sur l'expérience à CO_2 élevé. On peut distinguer 1) une baisse d'activité plus rapide que celle de la photosynthèse avec un retour également plus rapide. Cet effet est traduit par un parcours en boucle. Le sens de rotation du parcours indique une avance de phase de la variation de nutrition par rapport à la photosynthèse. Il n'y a pas au bilan une très nette variation du rapport nutrition/photosynthèse ce qui est manifesté par un parcours situé de part et d'autre de la fonction du régime stationnaire.

Une analyse similaire de la perturbation provoquée par une réduction de lumière chez le Maïs /19/ montrerait une réponse en retard de phase des variations de nutrition par rapport à la photosynthèse. On ne peut donc pas généraliser ce type de comportement qui n'est qu'un exemple de régulations complexes qui interviennent entre parties aériennes et racines. Il faut simplement retenir ici que les variations de nutrition minérale ne suivent strictement ni la photosynthèse ni la transpiration en régime variable ni la loi établie en régime quasi stationnaire.

CONCLUSION

Ces expériences apportent trois types de contributions. I) Dans la recherche en instrumentation et en méthode, une illustration est donnée des possibilités de mesure quantitative automatisée sur matériel vivant avec des précisions dans l'analyse de croissance qui sont comparables aux mesures physiques sur la matière inanimée. II) Sur le plan physiologique une démonstration est faite de la possibilité de forte différence de vitesse de croissance sans différence appréciable de vitesse de croissance relative. C'est précisément le cas de l'effet de l'augmentation de concentration en CO_2 qui est constant au cours du temps dans la phase végétative étudiée ici. Les deux autres types d'effet avancés par certains auteurs d'un effet "exponentiel" s'accroissant avec le temps ou à l'inverse d'un effet s'atténuant par "adaptation" au CO_2 sont exclus dans nos conditions pour le blé.

Dans l'analyse des relations entre les grandes activités physiologiques on montre qu'en régime homéostatique de croissance les relations suivent des lois simples pratiquement linéaires.

L'effet du CO_2 se traduit par une augmentation du rapport assimilation de carbone sur nutrition minérale qui peut avoir un effet important sur la qualité des produits comestibles formés.

En régime non stationnaire, dans le cas d'une limitation hydrique transitoire les variations des activités physiologiques s'écartent radicalement des fonctions précédentes, chacune (Respiration, Transpiration, Nutrition) ayant sa réponse propre.

a) Photosynthèse et Transpiration ne varient pas ensemble ce qui met en question la généralisation des résultats de Wong et col. 1985, sur les variations concomitantes entre conductance stomatique et photosynthèse. Le type de réponse se traduit par une amélioration transitoire de l'efficacité de l'eau.

b) Les consommations de NO_3 , PO_4 et K ne suivent ni la photosynthèse ni la transpiration. Leur variation par rapport à la photosynthèse est une fonction complexe que l'on peut traduire par une réponse d'amplitude voisine de la variation de photosynthèse mais en avance de phase par rapport à cette dernière.

c) Cette approche peut contribuer à prévoir les types de régulation à mettre en oeuvre dans un système de cultures en cycle écologique fermé étudié en vue des missions spatiales permanentes ou lointaines.

REFERENCES

1. R.W. Pearcy and O. Björkman, Physiological effects, in : CO₂ and plants, ed. E.R. Lemon, West wiew Press inc. Colorado, 1984.
2. J.T. Ball and K. Mott, in : Carnegie Institution year book 1983, Port city press, Baltimore, Maryland, 1984, p.42.
3. S.C. Wong, I.R. Cowan and G.D. Farqhar, Stomatal conductance correlates with photosynthesis capacity, Nature, 282, 424-426 (1979).
4. S.C. Wong, I.R. Cowan and G.D. Farqhar, Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation, III. Influence of water stress and photoinhibition, Plant Physiol. 78, 830-834 (1985).
5. H. Du Cloux, Réponse du blé à un enrichissement en CO₂ : Croissance, échanges gazeux, effet d'une contrainte hydrique. Thèse de Doctorat 3ème cycle, Ecophysiologie, Univ. Paris Sud, Orsay 1984.
6. M. André, H. Ducloux and C. Richaud, Wheat response to CO₂ enrichment : CO₂ exchanges, transpiration and mineral uptakes. in : Controlled Ecological Life Support System, CELSS'85 workshop, ed. R. MacElroy, N. Martello, D. Smirnoff, NASA T.M. 88215 Washington (1986).
7. E. Gustan and J. Vinopal, Controlled Ecological Life Support System : Transportation analysis, NASA contractor report 166420. Moffett field. CA. (1982).
8. M. André, A. Daguenet, D. Massimino, J. Vivoli, and C. Richaud, Le Laboratoire C₂3A. Un outil au service de la physiologie de la plante entière. I. Les chambres de culture et les systèmes de mesure associés. Ann. Agron. 30, 135-151 (1979).
9. M. André, A. Daguenet, D. Massimino, J. Massimino, C. Richaud, Le Laboratoire C₂3A. II. Possibilités de la mini-informatique et premiers résultats Ann. Agron., 30, 153-166 (1979).
10. A. Silvy, Un calibreur de semences, description, analyse des résultats, Ann. Amélio. Plantes, 29, 325-335 (1979).
11. D.R. Hoagland and D.J. Arnon, The water culture method for growing plants without soil. Calif. Agric. Exp. S. Circ. 347 (1950).
12. M. André, D. Massimino and D. Daguenet, Daily patterns under the life cycle of a Maize crop. I. Photosynthesis, Transpiration, Respiration, Physiol. Plant, 43, 397-403 (1979).
13. M. André, A. Daguenet, D. Massimino and A. Gerbaud, The C₂3A system, an Example of quantitative control of Plant growth Associated with a Data Base. In : CELSS'85 workshop, ed. MacElroy. Report NASA TM 88215. SAE publication n°851395 (1985).
14. M. André, D. Massimino and A. Daguenet, Daily patterns under the life cycle of a Maize crop II. Mineral nutrition, root respiration and root excretion, Physiol Plant 44, 197-204 (1978).
15. D. Massimino, M. André, C. Richaud, A. Daguenet, J. Massimino and J. Vivoli. Evolution horaire au cours d'une journée normale de la Photosynthèse, de la Transpiration, de la Respiration foliaire et racinaire et de la nutrition N, P, K chez Zea Mays. Physiol Plant, 48, 512-518 (1980).
16. R.H. Hunt, in : Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. ed. R.H. Hunt. publish. E. Arnold, London (1982).
17. T.F. Neales and A.O. Nicholls, Growth responses of young wheat plants to a range of ambient CO₂ levels, Aust. J. Plant. Physiol. 5, 45-59 (1978).
18. F. Ruget, M. André and J. Massimino, Evolution de la respiration et croissance du maïs au cours d'un cycle de végétation en chambre de mesure, Physiol. Vég., 19, 277-299 (1980).
19. D. Massimino, M. André, C. Richaud, A. Daguenet, J. Massimino and J. Vivoli, The effect of a day at low irradiance on root respiration and uptakes of N, P, K. Physiol Plant., 51, 150-155 (1981).